体重変化から推測されるアゲハ蛹の性質

鈴木 光

813-0003 福岡県福岡市東区香住ヶ丘1丁目 15-9

Properties of the pupae of the swallowtail butterfly (*Papilio xuthus* Linnaeus: Lepidoptera, Papilionidae) estimated from the change in body weight

Hikaru Suzuki

Kasumigaoka 1-15-9, Higashi-ku, Fukuoka City, Fukuoka 813-0003, Japan

Abstract The pupal weight of the swallowtail butterfly (*Papilio xuthus* Linnaeus) was measured, to determine if there were distinguishable differences between non-hibernant, hibernant or parasitized pupae. Measurements were made of 80 pupae, including 18 hibernant, 29 non-hibernant, 24 parasitized and 9 diseased pupae. In the former 3 types of pupae, the weight decreased linearly with time after pupation, but at different rates (parasitized pupae > hibernant pupae >> non-hibernant pupae). At eclosion, the pupal weight had decreased to about 90% of the initial value for the non-hibernant pupae, and about 85% for the hibernant pupae. The results indicate that the weight loss was quicker for the parasitized and non-hibernant pupae compared to the hibernant pupae, while the amount of weight loss at emergence was larger for the hibernant pupae than for the non-hibernant pupae.

Key words hibernant pupae, non-hibernant pupae, parasitized pupae, pupal weight, Swallowtail butterfly, weight loss.

はじめに

アゲハ (Papilio xuthus Linnaeus: Lepidoptera, Papilionidae) は日本のほとんど全土に分布し、その発生状況、生活環、生態や卵、幼虫、蛹、成虫の諸性質については多く調べられている。蛹には、暖期(5~9月)に形成される非越冬蛹と秋季に形成される越冬蛹があり、前者は7日から14日ほどの蛹期を経て羽化し、後者は6~8ヶ月の蛹期を経て翌年春に羽化する(白水・原、1960;横山・若林、1964;白水、1965、福田ら、1983).

完全変態をする昆虫は、蛹の時期に歩行活動中心の幼虫期から飛翔活動ができる成虫へと体の構造を大きく変化させ、その過程で多くのエネルギー消費を伴うので、蛹期中に体重が大きく減少する(本田・加藤、2005)。実際、カイコ(Bombyx mori mori Linnaeus、伊奥田・米山、1933)、キアゲハ(Papilio machaon hippocrates C. et R. Felder、石井、1949)、アゲハ(Tanaka and Tsubaki、1984)などで、蛹期中に体重が減少することが報告されている。キアゲハの非越冬蛹では、蛹化後の蛹の体重は3相(前期、中期、後期)に減少する:前期は蛹化後の1~2日の間で、この時期には体重が急激に低下するが、中期になると体重減少速度は遅くなり、羽化数日前から羽化までの後期には再び体重減少速度は増す(石井、1949)、キアゲハ越冬蛹の体重減少過程も非越冬蛹と同様に3相となるが、全体の進行過程がより緩やかとなり、特に中期が非常に長くなる(石井、

1949). アゲハ(Tanaka and Tsubaki, 1984)でも非越冬蛹に比べ越冬蛹の蛹重減少の速さはゆるやかで、この違いは定温下(20°C)でも観られるので、温度に依存していない過程が関連していることが推察される.

アゲハやキアゲハでは、春型成虫が夏型より小型で(白水・原、1960;横山・若林、1964;白水、1965、福田ら、1983)、その原因としてアゲハでは越冬蛹が非越冬蛹に比べ小型であることが挙げられている(Tanaka and Tsubaki、1984)が、キアゲハでは越冬蛹が軽量であることに加え、越冬中の蛹重減少が非越冬蛹より大きいことも関与している(石井、1949).

アゲハの蛹には緑色蛹、オレンジ色蛹、褐色蛹などがあり、その体色は蛹化時の環境や温度、湿度などの因子によって決定される(Ishizaki and Kato, 1956;平賀、2007). しかし、蛹の色や形態などの外観からは、越冬蛹と非越冬蛹の識別は一般に困難である. また、アゲハには多くの天敵がおり、寄生蜂や寄生蝿等の犠牲となり羽化に至らない蛹も多い(高木、1976;福田ら、1983)が、これら寄生虫に侵された蛹(被寄生蛹)と、寄生虫に侵されていない蛹とを外観から識別することも難しい.

そこで、越冬蛹、非越冬蛹、被寄生蛹などには蛹化時の体重やその後の経時的変化に特徴的な現象があり、それらの特徴は蛹の性質を知る手がかりになり得るのではないかと考え、アゲハ蛹の体重変化調査を試みた.

方 法

幼虫の飼育

調査地(福岡市)に植栽されたウンシュウミカン(Citrus unshiu Marc.), カラスザンショウ (Fagara ailanthoides Engl.), キンカン (Fortunella crassifolia Swingle) 等を訪れ たアゲハのメスにより産卵され育った幼虫(2~5齢)を. 2014年4~10月の間に捕獲し、鉢植えにしたナツミカン (Citrus Natsudaidai Hayata), カラスザンショウもしくはサ ンショウ (Zanthoxylum piperitum DC.) (いずれも樹齢 3~5 年) に放し、蛹になるまで育てた、食樹の鉢は室外に配置 した. 各食樹は円筒形のナイロン製ネット (直径約35 cm ×高さ約60 cm. 網目約1 mm) で覆い. アゲハの幼虫が鳥. 蜂、トカゲなどによって捕食されるのを防いだが、同ネッ トは小型の寄生蜂などの侵入を防ぐことはできなかった. 食樹につく幼虫数は、若齢幼虫(2~4齢)の場合は1本 の食樹に20頭ほどまでつけたが、脱皮して緑色幼虫(終齢) になってからは、1本の食樹に3頭以内までにして、充分 に餌がある状態を維持した.

蛹の取り扱いと体重測定

蛹は蛹化翌日(蛹化後第1日)に蛹座ごと取り外し、雌雄の判別と体重(蛹重)測定をした、雌雄の判別は Common and Waterhouse (1981) に従った、蛹重は電子ハカリ(コンパクト天秤 HL-100, A&D 株式会社、東京)を用いて、精度 10 mg で測定した。その後、台紙(縦7 cm、横、2 cm、厚さ0.3~0.5 mm、重量60~70 mg)の中央に両面テープ(ナイスタック、NW-10SF、ニチバン株式会社、東京)を貼付し、そこに蛹の頭部が上になるように蛹座部分を貼付した。各蛹は個別の台紙に貼付し、個体識別番号をつけた。蛹は風通しが良く直射日光が当たらない室内で保管した。

蛹の重さは台紙とともに測定し、のちに台紙の重量を差し引いた。蛹重測定は、夏季($6\sim11$ 月)や春期($3\sim4$ 月)には毎日 1 回行い、冬期($12\sim2$ 月)には5 日 ~1 週間の間隔で測定した。蛹重測定は、原則として午前 $7\sim8$ 時の間におこなった。

蛹の種類

調査期間中に 80 頭(31 ♂, 49 ♀)の蛹が得られ, そのう

ちの47頭(19 3, 28 4)は羽化し成虫になったが, 24頭は被寄生蛹(8 3, 16 4)であり, 9頭は原因不明で死亡(病死蛹, 4 3, 5 4)した。羽化した47蛹のうち29頭は非越冬蛹(蛹化後第7~12日に羽化, 13 4, 16 40)で18頭は越冬蛹(蛹越冬し2015年4~5月に羽化, 6 40、12 40)であった。被寄生蛹のうちの17蛹はアオムシコバチ(Pleromalus puparum LinnÉ;Hymenoptera, Pteromalidae)に寄生されており(被寄生蜂蛹),他の7頭はヤドリバエ科の一種(Blepharipa sp.;Diptera, Tachinidae)に寄生されていた(被寄生蝿蛹).

測定値の取り扱いと統計処理

蛹化後第1日から羽化前日まで(非越冬蛹の場合),あるいは限定された期間の蛹重変化過程の推定には最小二乗法による回帰分析を行った。回帰直線Y=a-bX(Y, 蛹重; X, 蛹化後の日数)の傾斜(b)を求め,実測値と回帰直線との相関状態を相関係数(r)で示した。

測定値は平均値 \pm 標準偏差値 (S.D.) で表した. 測定値 の比較には Student の t 検定を用い, t 値が 5% より低い場合 (P<0.05) に有意差があると判定した.

結 果

蛹化時期と蛹重

蛹化後第1日の蛹重を、非越冬蛹、越冬蛹、被寄生蛹、病死蛹の4群に分けて表1に示す、雌雄の平均蛹重を比較すると、オスよりメスのほうが重かった(P<0.05)、各蛹群の平均蛹重を比較すると、非越冬蛹が最も重く、越冬蛹は非越冬蛹より軽量であった(P<0.05)が、越冬蛹と被寄生蛹は類似の体重であった(P=0.902)、非越冬蛹と病死蛹では、オスよりメスのほうが重かった(P<0.05)、越冬蛹と被寄生蛹では雌雄間に統計的な有意差がなかった(越冬蛹P=0.891;被寄生蛹P=0.470)

各蛹群の蛹化時期と蛹重の関係を図 1 にまとめた. 非越冬蛹は $6\sim9$ 月に形成され、越冬蛹は $9\sim11$ 月に形成された. 9 月には越冬蛹と非越冬蛹のいずれもが形成された. 非越冬蛹は $7\sim12$ 日の蛹期(平均 8.90 ± 1.11 日、n=29)を経て羽化し、雌雄の蛹期に有意差はなかった $(3,8.69\pm1.11)$

表 1. アゲハの非越冬蛹,越冬蛹,被寄生蛹,病死蛹の蛹化直後の蛹重(g,平均値 ± 標準偏差). Table 1. Weight of pupae of swallowtail butterfly (g, Mean ± S.D.).

Type of pupae	8		₹+4
All pupae	$0.86 \pm 0.21 \ (n=31)$	$1.00 \pm 0.23 (n=49)*$	$0.94 \pm 0.23 \ (n=80)$
Non-hibernant	$0.91 \pm 0.22 \ (n=13)$	$1.13 \pm 0.24 (n=16)*$	$1.04 \pm 0.25 \ (n=29)$
Hibernant	$0.80 \pm 0.21 \ (n=6)$	$0.91 \pm 0.10 (n=12) \dagger$	$0.87 \pm 0.15 (n=18) \dagger$
Parasitized	$0.82 \pm 0.22 \ (n=8)$	$0.89 \pm 0.22 (n=16) \dagger$	$0.87 \pm 0.22 \ (n=24) \dagger$
Diseased	$0.82 \pm 0.23 \ (n=4)$	$1.11 \pm 0.20 (n=5)*$	$0.98 \pm 0.25 \ (n=9)$

^{*, ♂}と比較し有意差あり (P<0.05). †, 非越冬蛹と比較し有意差あり (P<0.05).

^{*,} significantly heavier compared to the male pupae (P<0.05). †, significantly lighter compared to the non-hibernant pupae (P<0.05).

アゲハの蛹重 3

日, n=13; ♀, 9.06 ± 1.12 日, n=16; P=0.382). 越冬蛹は平均 192.50 ± 22.05 日 (n=18) の蛹期を経て 2015 年 4~5 月に羽化したが、その蛹期に雌雄差は見られなかった (♂, 191.50 ± 20.98 日, n=6; ♀, 193.50 ± 23.41 日, n=12; P=0.862). 被寄生蛹は 7~11 月に得られたが、特に 7~9 月に多い傾向がみられた(図 1C). 病死蛹は 8~10 月に生じた(図 1D).

図1は各蛹群について、蛹化時期と蛹重を雌雄別にも示しているが、いずれの群においても、メスのほうがオスより重い傾向がみられたものの、蛹化時期や各蛹群における雌雄の分布に明確な特徴はみられなかった.

蛹重の経時的変化

非越冬蛹,越冬蛹,被寄生蛹,病死蛹の各々について,蛹化後の体重変化の一例を図2に示す.蛹期10日の非越冬蛹では,蛹重は蛹化後に徐々に減少し,蛹化後第11日に羽化すると,急激に減少した(図2,E).非越冬蛹には蛹期7日から12日の個体まであったが,いずれも図2Eの個体と類似の体重変化であった.越冬蛹の蛹化後の体重減少は非越冬蛹よりゆるやかで,特に蛹化後数ヶ月の間は1ヶ月に10 mgほどしか低下せず,蛹化後6ヶ月ほどの間に体重は60 mg程度低下しただけであったが,羽化の10日ほど前から体重減少が速くなった(図2,H).越冬蛹18個体の蛹期は152~231日であったが,いずれの蛹も図2Hと類似の体重変化であった。

被寄生蜂蛹の体重減少は非越冬蛹より速く、蛹化後第11日にアオムシコバチが羽化すると、蛹重は急激に減少した(図2、P1)、蛹化後5ヶ月余を経てから幼虫が脱出した被寄生蝿蛹(図2、P2)では、蛹重の減少は蛹化後5ヶ月余の間は非常にゆるやかで、越冬蛹と類似の経過をたどったが、寄生蝿幼虫の脱出とともに蛹重は急激に減少した、図2には示していないが、蛹化後第3~9日に寄生蝿幼虫が脱出した蛹では、蛹重の減少は被寄生蜂蛹とほぼ同じ経過であった。

病死蛹には、蛹期の途中で黒色あるいは褐色に変色し、いつ死んだのかわからなかった蛹が多くあり、蛹重の減少経過も個体ごとに異なっていた。蛹化後ただちに死んだと思われる蛹(図 2, D1)では、被寄生蜂蛹と類似の経過で蛹重が減少したが、越冬中に黒化し死んだ蛹(図 2, D2)では、途中までは越冬蛹と類似の経過であったが、蛹化後140日を過ぎた頃から蛹重が急速に低下しはじめたので、その頃に死んだことが推定された。病死蛹の体重変化は個体ごとに異なり、直線的に蛹重が減少しない例が多く、観察例も少なかったので、詳細な統計処理を行わなかった。

非越冬蛹,越冬蛹,被寄生蜂蛹について,蛹化後第15日までの蛹重変化の一例を拡大して図3に示す.非越冬蛹は蛹化後第11日に羽化し,また被寄生蜂蛹も蛹化後第11日に寄生蜂が脱出し,それを境に両蛹の体重は急落した.いずれの蛹の体重も,蛹化後ほぼ直線的に減少した.最小二乗法を用いて蛹化後第10日までの蛹重の減少過程の回帰直線を求めたところ,その傾斜は蛹群ごとに異なっていた

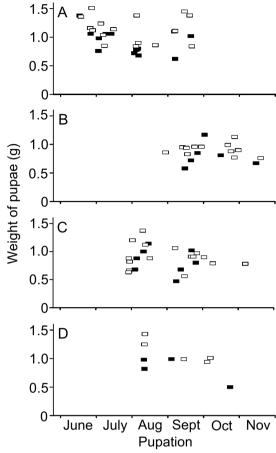


図 1. アゲハ蛹の蛹化時期と蛹重. アゲハの非越冬蛹(A), 越冬蛹(B), 被寄生蛹(C), 病死蛹(D) について, 蛹が形成された時期(横軸, 6 月~11月)と蛹重(縦軸, g)の関係を示す. ■, ♂;

Fig. 1. The relationship between the time of pupation and the weight of pupae of the swallowtail butterfly. A, Non-hibernant pupae; B, Hibernant pupae, C, Parasitized pupae; D, Pupae died from disease. Each point represents individual pupae. Vertical axis, weight of pupae (g); horizontal axis, time of pupation (June – November, 2014). Filled squares, male. Open squares, female.

が、いずれも実測値と良い相関が見られた (r>0.937).

各群の蛹について得られた回帰直線の傾斜の平均値 (表 2) を比較すると、越冬蛹が最も小さく、非越冬蛹は越冬蛹より約9倍大きな値であった(P<0.05)。また、被寄生蜂蛹の回帰直線の傾斜は非越冬蛹よりさらに 1.4 倍ほど大きな値であった(P<0.05)。

越冬蛹は蛹期が長く、蛹期中の体重変化は直線的ではなかった(図2, H)が、全蛹期を3期(前期、中期、後期)に分けると、各期の蛹重減少過程はほぼ直線的となることがわかった。前期は図3に示すように蛹化後7~14日の間で、蛹重減少の回帰直線の傾斜は平均0.00158であった

鈴木 光

(表 2). 中期は蛹化後第 $50\sim190$ 日の期間で,この期間は越冬期間中の大半を占めており,蛹重はほとんど減少せず,その回帰直線の傾斜は前期よりゆるやかであった(表 2). 後期は羽化 $10\sim7$ 日前から羽化前日までの期間で,この間に蛹重減少速度は再び速くなり,この過程の回帰直線の傾斜は前期のそれより 4 倍ほど大きな値であった(表 2). いずれの期の回帰直線も実測値と良い相関が見られた (r>0.81). 越冬蛹の蛹重減少過程の傾斜は後期が最も大きかったが,その値は非越冬蛹のそれに比べ半分以下であった (P<0.05).

羽化前日の蛹重

非越冬蛹(2014年6~9月に羽化)の蛹重を蛹化後第1日の体重に対する相対値で表すと、蛹期が7~12日と異なるにもかかわらず、羽化前日の相対蛹重値はおよそ90%に減少しており(平均90.15 ± 2.28 %, n = 29)、雌雄による差は認められなかった(♂、89.67 ± 2.68 %, n = 13;♀、90.54 ± 1.88 %, n = 16;P = 0.314)。また、越冬蛹は5~8ヶ月の蛹期を経て羽化したが、羽化前日には蛹重が平均85.22 ± 2.11 %(n = 18)にまで減少し、その減少量は非越冬蛹より大きかった(P<0.05)が、雌雄による差異はみられなかった(♂、84.51 ± 1.64 %, n = 6;♀、85.58 ± 2.29 %, n = 12;P = 0.325)。

非越冬蛹と越冬蛹について、蛹期の長さと羽化前日の蛹重との相関を調べたところ、いずれも両者の間に明確な相関は見られなかった。特に越冬蛹においては、蛹期に80日近い差があったにもかかわらず、蛹期の長さと羽化前日の

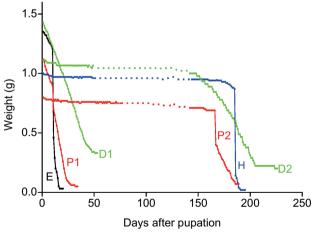


図 2. アゲハの蛹重変化の一例.

非越冬蛹 (黒, E), 越冬蛹 (青, H), 被寄生蛹 (赤: P1, 被寄生蜂蛹; P2, 被寄生蝿蛹), 病死蛹 (緑: D1, 蛹化後直ちに死んだ蛹; D2, 越冬中に死んだ蛹) の体重変化の一例について示す. 縦軸, 体重; 横軸, 蛹化後の日数.

Fig. 2. Typical examples of the changes in weight of pupa for non-hibernant (black, E), hibernant (blue, H), parasitized (red: P1, bee parasitized; P2, fly parasitized) and pupae that had died from disease (green: D1, died immediately after pupation; D2, died during the hibernant stage), plotted as a function of days after pupation.

蛹重との間に明確な相関が見られなかった (r<0.225). しかし、全蛹について蛹期の長さと蛹重減少量との関係を調べたところ、蛹期が長いほど蛹重の減少量が増加する傾向が見られた (図 4).

越冬蛹の羽化

越冬蛹は 2015 年 4~5 月に羽化した。 羽化日はオスのほうがメスより平均で 5 日ほど早かった (\mathcal{E} , 4 月 15 ± 2.3 日, n=6; \mathcal{P} , 4 月 20 ± 5.5 日, n=12; P<0.05).

考察

アゲハの越冬蛹は非越冬蛹より小型で(Ichinose, 1974; Tanaka and Tsubaki, 1984), また外見的形態(Ichinose, 1974)や蛹色(Ishizaki and Kato, 1956)から一部の蛹については識別可能であるといわれるが, 両者は酷似しており, 一般には容易に識別できない. 越冬蛹のほうが非越冬蛹より軽量である(Ichinose, 1974; Tanaka and Tsubaki, 1984)

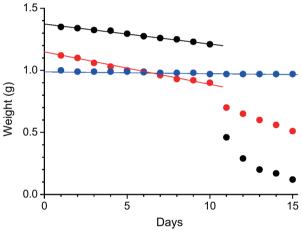


図 3. アゲハ非越冬蛹, 越冬蛹, 被寄生蜂蛹の初期の体重変 化の一例.

アゲハ蛹の蛹化後第 1 日から第 15 日までの体重変化を非越冬蛹(黒)、越冬蛹(青)、被寄生蜂蛹(赤)の一例について示す、縦軸、蛹重(g)、横軸、蛹化後の日数、非越冬蛹は蛹化後第 11 日にアオムシコバチが蛹から脱出した。図中の実線は蛹化後第 10 日までの蛹重変化の回帰直線:非越冬蛹、Y=1.3723-0.0158~X、r=0.9946;被寄生蜂蛹、Y=1.1380-0.0249~X、r=0.9932;越冬蛹、Y=0.9997-0.0026~X、r=0.9377(Y、蛹重;X、蛹化後の日数;r、相関係数)

Fig. 3. Examples of the change in weight of pupae in the initial 15 days after pupation, for the non-hibernant (black), hibernant (blue) and bee parasitized pupae (red). The non-hibernant pupa emerged at the 11th day, and the parasitized pupa had an outcome of bees at the 11 th day following pupation. Lines in the figure indicate the regression lines for the non-hibernant (black, Y = 1.3723 - 0.0158~X, r = 0.9946); hibernant (blue, Y = 0.9997 - 0.0026~X, r = 0.9377) and bee parasitized pupae (red, Y = 1.1380 - 0.0249~X, r = 0.9932), calculated for the changes in weight of initial 10 days after pupation. (Y, pupal weight; X, days after pupation; r, correlation coefficient of the regression line).

アゲハの蛹重 5

242.) / C (* 111) / C	C 4101 104 14	- 11 - 1742 - 1 - 1 - 1 - 144	. 15/4/1	
Table 2. The slop	pe of the regress	sion line of the decrea	ase in body weight of the	non-hibernant, hibernant a	nd bee-parasitized pupae.

ま2 アゲハの非越久幅 越久幅 被客は軽幅の休雨減少の同帰市憩の傾斜

Type pf pupae		Slope(b)	n	r
Non-hibernant		-0.01374 ± 0.00339	29	0.917 < r < 0.994
Hibernant	Initial	$-0.00158 \pm 0.00085 *$		0.870 < r < 0.943
	Middle	-0.00069 ± 0.00044 *	18	0.806 < r < 0.962
	Late	-0.00554 ± 0.00079 *		0.931 < r < 0.990
Bee-parasitiz	ed	-0.01956 ± 0.00529 *	17	0.870 < r < 0.998

非越冬蛹,被寄生蜂蛹:蛹化後第1日から7日~12日までの間の蛹重変化,越冬蛹:前期(蛹化から14日まで),中期(蛹化後 50~190日),後期(羽化10日前から羽化まで)の蛹重変化。n=個体数。蛹重変化の回帰直線の傾斜(b)の平均値 \pm 標準偏差値(S.D.)。相関係数 (r) は最小値と最大値を示す。*,非越冬蛹と比較し,有意差あり (P<0.05)。

Non-hibernant and bee-parasitized pupae; initial $7 \sim 12$ days. Hibernant pupae: initial period, $1 \sim 14$ days after pupation; middle period, period between $50 \sim 190$ days after pupation; late period, period between $1 \sim 10$ days before emergence. r, the minimum and maximum values of the correlation coefficient of the regression lines. *, significant compared to the slope for the non-hibernant pupae.

ことは本調査でも確認できたが、その差は平均値で比較すると 170 mg ほど (表 1) で、しかも越冬蛹と非越冬蛹だけでなく、被寄生蛹とも蛹重分布や蛹化時期などで重複する部分が多い (図 1) ので、これらの特徴から越冬蛹と非越冬蛹を見分けることは容易でないと思われる。また、蛹の色も環境因子等による影響が大きい(本田・加藤、2005;平賀、2007)ので、必ずしも両群を識別する手段にはならないであろう。本調査は、アゲハの蛹は蛹化後に体重がほぼ直線的に減少し、その減少速度は被寄生蜂蛹が最も速く、次いで非越冬蛹で、越冬蛹の体重減少速度は非常に遅いことを示した。そこで、蛹化後の体重変化率を調べれば越冬蛹と非越冬蛹や被寄生蜂蛹とを区別でき、この方法は蛹を識別する簡便な方法であると思われる。

蛹重減少が最も速いのはアオムシコバチに寄生された蛹であったが、被寄生蜂蛹の多くは軽量蛹であったので、小型で、蛹化後の蛹重減少が速い、という両特徴により、寄生蜂に侵されている蛹を識別し得ると思われる。寄生蜂もアゲハの蛹の中で歩行活動の体制から飛翔活動に適した体制へと変態する(高木、1976)ので、その過程でエネルギー消耗が必要であると思われるが、寄生蜂は多くの場合50頭あるいはそれ以上が1頭のアゲハ蛹から羽化する(高木、1976)ので、アゲハ1頭が羽化するよりも寄生蜂の変態のほうが多くのエネルギー消費を必要とし、それを反映して蛹重が速く減少するのかもしれない。あるいは、病気で死んだ蛹の体重が徐々に減少するように、寄生蜂がアゲハの蛹内で蛹化する頃にはアゲハの生命はすでに絶たれていたとも考えられる。

カイコ (伊與田・米山, 1933) やキアゲハ (石井, 1949) では、 蛹期中の体重減少過程は蛹化直後の速い相 (前期)、 それに続くゆるやかな安定相 (中期)、 羽化前の急激な減少相 (後期) の3 相から成る. 本調査においてアゲハの蛹重減少を調べたところ、キアゲハやカイコと異なり、 蛹化後の 10 日ほどの間は蛹重が直線的に減少した. 本調査で

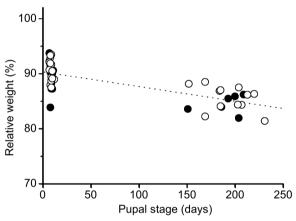


図4. 羽化前日の蛹重と蛹期の関係.

Fig. 4. Relationship between the weight of pupae at emergence and the length of pupal stage. Weight of pupae the day before emergence (as relative to the weight of the day 1 following pupation) is plotted as a function of the length of pupal stage (days). Dotted line in the figure, the regression line ($Y = 90.338 - 0.027 \ X$, n = 47, r = 0.7512, P < 0.05) (Y, relative weight of pupa; X, pupal days; r, correlation coefficient; n, number of observations). Filled circles, male; open circles, female.

は、蛹化後第1日から蛹重を測定し始めたので、キアゲハなどで見られた第1相がアゲハでは非常に短く、明確にできなかったのかもしれない。

キアゲハ(石井, 1949)では、非越冬蛹と越冬蛹との違いは蛹期中の体重減少速度(非越冬蛹に比べ越冬蛹では非常

にゆるやかである)と中期の長さ(越冬蛹のほうが非越冬 蛹より非常に長い)である。本調査で、アゲハの越冬蛹も キアゲハと同じように体重の減少が3相に分けられ、いず れの相も直線的であることが示された。キアゲハの越冬蛹 を冬季に20℃にまで加温すると、中期が短縮されただけ で、非越冬蛹と類似の後期を経て羽化に至ったので、前期 と後期は温度非依存的な過程であると考えられた(石井、 1949) が、アゲハでは越冬蛹の羽化前10日間ほどの体重 減少過程は非越冬蛹のそれより緩やかであった (表 2). アゲハの蛹期には温度依存性があり、高温ほど蛹期が短い (吉丸・白水、1976)、本調査地(福岡市)における非越 冬蛹の羽化時の平均気温(7~9月, 25.9℃)は越冬蛹が羽 化した時期の平均気温(4月, 15.6℃)より10℃ほど高かっ た(気象庁気象情報データ資料)ので、両者の差は羽化に 至る過程の温度の違いに起因しているとも考えられるが. 蛹重減少の前期相と後期相が温度に非依存的であるとされ たキアゲハ (石井、1949) の場合と異なる.

アゲハには季節型があり、越冬蛹から羽化する春型個体は 夏季(6~9月)に発生する夏型個体より小型である(白水・ 原、1960;横山・若林、1964;白水、1965;福田ら、 1982). 本調査でも、越冬蛹は非越冬蛹より軽量であるこ とが確認された. アゲハは短日条件下で越冬蛹が形成され る (Hidaka and Hirai, 1970; Ichinose, 1974; Tanaka and Tsubaki, 1984) が、本調査地においては9月に越冬蛹と非 越冬蛹の両方が形成されたので、その頃の日長時間が越冬 蛹を生ずる臨界日長に相当すると思われる. 越冬蛹が小型 になるのは、短日条件下では幼虫の摂食量が低下すること に起因する(Tanaka and Tsubaki, 1984). アゲハの幼虫に嗜 好性の低い食餌を与えると, 幼虫期間の延長, 被病率の増 加、過剰脱皮、小型蛹の形成などが起こる(長沢・中山、 1969; 吉丸・白水, 1976; Watanabe, 1982) ので, 幼虫の 成育にはやや不適当な食餌環境となる秋期には小型蛹が形 成され易くなることが考えられるが、同じ飼料で飼育して も越冬蛹と非越冬蛹ができるので、食餌環境だけでは越冬 蛹になる幼虫の摂食量が少なくなることを説明しにくいと Tanaka and Tsubaki (1984) は考察した. 本調査でも、同じ 時期(本調査では9月)に同じ環境で生育した幼虫から非 越冬蛹と越冬蛹が生じた.

キアゲハにおける蛹期中の体重減少量は、越冬蛹では蛹化直後の重さの 23% ほどで、非越冬蛹ではその $1/2\sim1/3$ ほどであった(石井、1949)。本調査で得られたアゲハの蛹重減少量(非越冬蛹、約 10% 減少;越冬蛹、約 15% 減少)と比較すると、越冬蛹の蛹重減少がキアゲハのほうがより多いが、これは種による違いかもしれない。定温条件下(非休眠蛹、20%:休眠蛹、5%)で保存されたアゲハの蛹では、休眠蛹も非休眠蛹も羽化時にはほぼ同程度($\sim20\%$)にまで蛹重が減少した(Tanaka and Tsubaki、1984)ので、蛹重の減少量は蛹のおかれた状況と関連するのかもしれない。一般に蛹期が長いことが即ち蛹重減少量の多さにはならず、特に越冬中の活動停止期には蛹内におけるエネルギー消耗が極端に低下する(本田・加藤、2005)。アゲハ蛹では蛹重減少量が雌雄や羽化時期と相関していなかったが、

蛹期が長くなると蛹重の減少量は多くなることがわかり (図4), 越冬蛹の小型化に加え, 越冬期間中における蛹 重の減少も春型成虫が小型になる一因となっていると思わ れる.

多くのチョウで観察されている(澤田、2000:本田・加藤、2005)ように、アゲハにおいても越冬蛹の羽化はメスよりオスのほうが早く、本調査ではその差は平均5日ほどであった。しかし非越冬蛹の蛹期には、雌雄による差異は明確に認められなかった。アゲハ(Ichinose, 1974)やキアゲハ(島田、1977)の越冬蛹では、温度刺激によって休眠から覚醒され羽化にいたるので、休眠からの覚醒温度や覚醒後の生育速度に雌雄差があるのであろう。本調査において、越冬蛹の蛹重減少速度が変化し始めたのは3月下旬から4月中旬頃で、その頃の調査地の平均気温は14.0℃から15.8℃(気象庁気象情報データ資料)であったので、この温度範囲にアゲハの越冬蛹を覚醒させる閾値温度があると思われる。

要 約

- 1. アゲハの越冬蛹は非越冬蛹より軽量で、被寄生蜂蛹は 越冬蛹と類似の蛹重であった.
- 2. 蛹化後の蛹重減少速度は被寄生蜂蛹>非越冬蛹>>越 冬蛹の順であった.
- 3. 羽化するまでの蛹重減少量は、非越冬蛹より越冬蛹の ほうが多かった、蛹重減少量は蛹期が長いほど多くな る傾向が見られた.
- 4. 春型成虫が夏型より小型であるのは、越冬蛹が非越冬 蛹より軽く、かつ蛹期中の体重減少量が多いことに因 ると思われる.
- 5. 越冬蛹の羽化はメスよりオスのほうが5日ほど早かった.
- 6. 以上の結果から、アゲハの非越冬蛹、越冬蛹、被寄生蜂蛹などには体重やその減少速度、ならびに羽化にいたるまでの蛹重減少量等に違いがあり、これらの特徴は蛹の性質の簡易的識別に使い得ることがわかった。

謝辞

本報告の英文部分の作成に John R. McLean 博士(オーストラリア、メルボルン大学動物学上席教授)の助言を受けた。寄生蝿の種同定は舘卓司博士(九州大学大学院比較社会文化研究院)にしていただいた。また、田中幸一氏(農業環境技術研究所)からアゲハ蛹に関する助言をいただいた。

引用文献

Common, I.F.B. and D.F. Waterhouse, 1981. Butterflies of Australia. 434 pp., 49 pls., Angus & Robertson Publishers, Sydney, Australia.

福田晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋真弓・田中

アゲハの蛹重 7

- 蕃·田中 洋·若林守男·渡辺康之,1983. 原色日本 蝶類生態図鑑(II). 325 pp., 64 pls., 保育社, 大阪.
- Hidaka, T. and Y. Hirai, 1979. Effect of non-24-hour photoperiod and light interruption of the dark phase on diapause determination in *Papilio xuthus L. Proc. Japan Acad.* 46: 541-545.
- 平賀壮太, 2007. 蝶・サナギの謎. 79 pp, トンボ出版, 大阪. 本田計一・加藤義臣 (編), 2005. チョウの生物学. 626 pp., 東京大学出版会, 東京.
- Ichinose, T., 1974. Pupal diapause in some Japanese papilionid butterflies, with special reference to the difference in photoperiodic response between the diapausing pupae of *Papilio maackii tetanus* Fenton and *P. xuthus* Linnaues. *Kontyû* 42: 439-450.
- 石井象二郎, 1949. 春のチョウはなぜ小さいか? キアゲハ の蛹の体重の減り方について. 新昆虫 2: 123-126.
- Ishizaki, H. and M. Kato, 1956. Environmental factors affecting the formation of orange pupa in *Papilio xuthus*. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B, 23: 11-18.
- 伊與田茂・米山好人, 1933. 蛹期に於ける卵巣の重量の増加 発達に就いて. 日本蚕糸学会誌 **3**: 193-209.
- 気象庁気象情報データ資料, http://www.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php, 国土交通省(2016年3月参照).
- 長沢純夫・中山 勇, 1969. アゲハ属数種の成長と食草. 蝶と蛾 **20**: 30-36.
- 澤田浩司,2000. 羽化のタイミングを決めるのは何か. チョウの自然史, 大崎直太 (編著). pp. 3-16, 北海道大学図書出版会, 札幌.
- 島田公夫, 1977. キアゲハ休眠蛹の長期冷蔵による羽化の同期化. 低温科学 **34B**: 43-45.
- 白水 隆, 1965. 原色図鑑日本の蝶. 265 pp., 56 pls., 北隆館, 東京.
- 白水 隆・原 章, 1960. 原色日本蝶類幼虫図鑑 I. 142 pp., 60 pls., 保育社, 大阪.
- 高木正見, 1976. アゲハの蛹寄生蜂としてのアオムシコバチ の生態. 応動昆 **20**: 157-163.
- Tanaka, K. and Y. Tsubaki, 1984. Seasonal dimorphism, growth and food consumption in the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* L. *Kontyû* **52**: 390-398.
- Tauber, M.J. and C.A. Tauber, 1976. Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapuase development. Ann. Rev. Entomol. 21: 81-107.
- Watanabe, M., 1982. Leaf structure of Zanthoxylum ailanthoides Sieb. et Zucc. (Rutales: Rutaceae) affecting the motility of a swallowtail butterfly, Papilio xuthus L. (Lepidoptera: Papilionidae). Appl. Entomol. Zool. 17: 151-159.
- 横山光夫・若林守男, 1964. 原色日本蝶類図鑑(増補版). 153 pp., 63 pls., 保育社, 大阪.
- 吉丸博志・白水 隆, 1976. 各種環境条件下におけるアゲハ の卵・幼虫・蛹の発育時間と蛹体重. 蝶と蛾 **27**: 126-127.

Summary

Changes in the weight of pupae of the swallowtail butterfly (Papilio xuthus Linnaeus: Lepidoptera, Papilionidae) were measured, to determine whether there might be a causal relationship between weight change in non-hibernant, hibernant or parasitized pupae. The pupae remained untouched on the day of pupation (day 0 of pupation), and the measurement was started on the next day after pupation. 80 pupae were examined, and the mean weight was about 0.94 g, when measured on day 1 following pupation, with females (about 1.00 g, n = 49) being heavier than males (about 0.86 g, n = 31). There were 4 types of pupae, with 18 hibernant pupae, 29 non-hibernant pupae, 24 parasitized pupae and 9 pupae which died of disease. The nonhibernant pupae were the heaviest, and hibernant and parasitized pupae were the lightest. The pupae in the former two groups emerged as adult butterflies after between 7 to 12 days for the non-hibernant pupae and following a 5 to 8 months period in the pupal stage for the hibernant pupae. In all types of pupae, weight decreased continuously with time after pupation. Application of the least square method indicated that the decrease in the initial 7 to 10 days was nearly linear (the correlation coefficients were more than 0.8) for hibernant, non-hibernant and parasitized pupae, but with different slopes. The slope was 0.0137 for the non-hibernant pupae, 0.0016 for the hibernant pupae, and 0.0196 for the parasitized pupae. The decrease in weight varied in pupae which died of disease, with many of them not being linear. The weight of hibernant pupae decreased in 3 phases; an initial phase which required up to 14 days after pupation, a middle phase which decayed very slowly for 50 to 190 days, and a late phase starting 7 to 10 days before emergence. The late phase weight decayed much faster than the initial phase weight. There was a causal relationship between the amount of weight loss and the length of the pupal stage: the weight of non-hibernant pupae decreased by about 10% of the initial value at eclosion, while weight loss was greater for the hibernant pupae (about 15%). The emergence of male hibernant pupae was earlier than for female by about 5 days. The results indicate that change in weight is a good indicator to enable identification of either nonhibernant or parasitized pupae from hibernant pupae. The results also indicate that the mechanism which results in the seasonal dimorphism (the spring form is smaller in size than the summer form) of the swallowtail butterfly involves differences in both size and the amount of weight loss at pupal stage between hibernant and non-hibernant pupae.

(Received January 18, 2016. Accepted December 16, 2016)